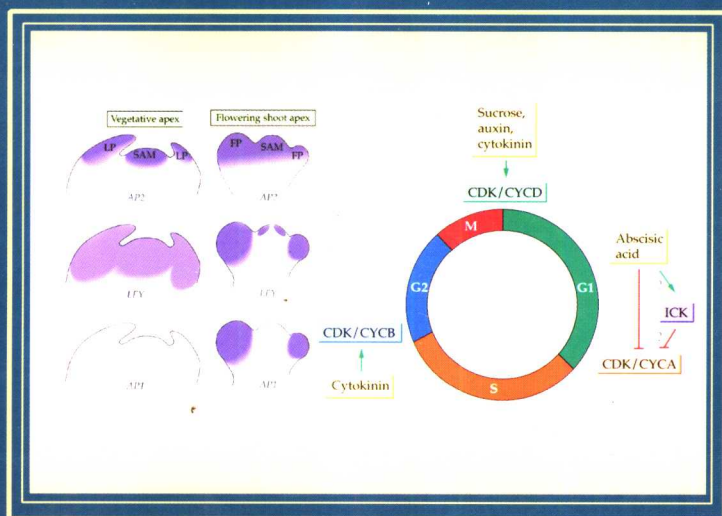




北京市高等教育精品教材立项项目

植物生长与分化

韩碧文 主编



中国农业大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物生长与分化/韩碧文主编. —北京:中国农业大学出版社,2003.11
ISBN 7-81066-644-4/S·490

I. 植… II. 韩… III. ①植物-生长发育②植物-分化 IV. Q945.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2003)第 072142 号

策划编辑: 孙 勇

责任编辑: 丛晓红

封面设计: 郑 川

责任校对: 陈莹莹

出版发行: 中国农业大学出版社

社 址: 北京市海淀区圆明园西路 2 号 邮政编码: 100094

电 话: 发行部 010-62891190, 2620, 2633

编辑部 010-62892617, 2618, 2948

网 址: www.cau.edu.cn/caup Email: caup@public.bta.net.cn

经 销: 新华书店

印 刷: 涿州市星河印刷厂

版 次: 2003 年 11 月第 1 版 2003 年 11 月第 1 次印刷

规 格: 787×980 16 开本 19.25 印张 342 千字

印 数: 1~2 050

定 价: 26.00 元

图书如有质量问题本社负责调换

序 言

植物生产是人类(以及其他动物、微生物)日常生活必需的食品、燃料,以及各种制造所需用的有机原料。它不仅能够利用普照的阳光,搜集地表上广泛存在而稀薄分布的资源来供应“万物生长”,同时它也是平衡万物生存所需生态环境(如大气、土壤等)的主要调节者。

植物生产是人类创造第一产业(农业)的依据,因而也是人类定居社会文化的开端。尽管现代社会凭借科学技术的突飞猛进,连迭创造出改变全世界人民生活方式的多种产业来。这些产业的生产效率,产品的经济效益,远远超出旧有的传统农业,因而必须尽快采纳先进,推陈出新,酌情改善我国的小农经济的作业。此外,植物生产以其“自力更生”的特有方式,在适应变幻多变、顺逆不同的境遇中,制造出各种多样的有机产品来。这些产品制造的机理,人类至今尚未能阐明究竟,只能就原材料进行各样精巧的加工。由此可见,为了适应现代全球市场经济的扩大发展,就更加需要我们持续开发多样、高产、优质的农产品来。再若估计到人类将来总会取代植物生产的特有功能,靠群策群力地揭发植物生产的机密,前途更大有可为了!

我国以务农为本,历代不断有记载“植物生产”的书籍出现。其中可以找到一些植物特有的生理性能,以及作物栽培中应用生理的技术。这些素材中的有些技术措施(如提高复种指数的多种措施),经过现代科学的洗礼,已在设施园艺中大量推广。自从西欧工业革命以来,机器作业的高超效率,新大陆的意外发现,使得人类的活动范围冲破了固有的时空限制。工商业的兴起,带动了农业的革新;实用技术的进步,促进了自然科学的研究。单就植物科学来说,航运的通行,给调查、采集世界各地的植物种类与分布带来了很大方便,总结出植物的系统分类与群落生态。利用显微镜等仪器,观察植物内部结构,由细胞、组织、器官分层结合为整体,了解到植物的形态构成。运用测量仪器,制定试验,探讨植物的各部分利用环境资源的功能,共同来维护整体的生存,构成植物生理的内容。

解放前后植物生理早期的教学内容,以细胞为植物结构的基本单元,大体上可分为营养代谢和生长发育两大部分。植物的营养代谢的主要内容是介绍其各部位如何利用其所在位置供应的资源(如光、热、水、肥等),来完成其分担的生产

任务。田间作物生产采纳这些知识来调节施肥、灌水、栽培、耕作等作业,获得恰如其分的施用,而产量得以成倍的提高,深受农、林、草、牧业的赏识,成为学科研究的重点。

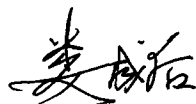
至于教材中,植物生长发育的部分,内容就不如前部分那样丰富,虽然在后来修订的版本中,做了不少改进。农业生产中,植物可比作“自力更生”的绿色工厂。一般工厂的厂房建造和出品生产是两条不同的路线,所用的材料也不一样;而且要等厂房建成后,才进行生产。绿色植物的厂房是靠自己生产的材料逐步建立起来的,因此厂体本身就是它的“总产量”。绿色工厂进行生产,首先决定于各车间建造的进度以及车间内机件操作的效率。各车间(营养体)若能正常的分工协作,各自以其营养代谢所得的精华,按部就班地汇总到组装车间(主要是生殖体、繁殖体)来,就能形成待收获的、品质优越的“经济产量”来。植物由细胞开始,吸收与同化外部供应的资源,分生与分化出高层次的结构,在生长发育中逐步完成厂房的建筑与产品的制造。全过程中,各部位间以及个体与环境间的相互关系比较复杂,其机理虽然有各样的揣测,却有待确切的证明,无从制定直接收效的调控措施。有些简单事例,如粮食作物的春生、夏长、秋收、冬藏,多以季节性光、温的强弱来说明。至于顶端优势如何调控株形的姿态,营养体如何向生殖体的转变,单纯凭借营养代谢来解释就无能为力。因此,早期教材中,生长发育部分的内容,多是些生长过程和其所需条件的介绍,缺乏生理功能在其中的作用 and 实际调控的措施。田间作业倾向于将作物当作是被动的生产工具,产量的大小、优劣主要决定于栽培耕作是否得当。植物生理的先驱者在枝叶感光、根尖向地的运动所作的试验结果,多未列入。这样的自卫的行为,无需靠田间作业来照顾。

恰是幼芽鞘尖向光性,经过两代人相继探讨其机理,乃有“生长素”的发现。生长素是在植物中发现的首例激素。激素是尖端感受刺激发送出来的微量生理活性物质,可以调控体内接受激素部位的生长。生长素的化学结构简单,可以人工合成与模拟。用微量的人工激素处理植株,就会非常有效地调控器官的生长。此后还从植物中提取出更多的激素,它和生长素的生物化学与调控植物生长发育的效应大体相似,但各有特长。它们的施用成为调控植物生长发育最为简便、非常有效的手段。另外,曾经陆续发现,许多植物的开花、结实受季节性光(温)周期(长短日照、春化作用)的调控。用黑罩遮阴,秋菊可在五一节开花,就是明证。接收这种光周期效应的是组织内含有的生理活性强的生物化学物质——光敏素(phytochrome)。光照对植物的生长发育效应都有这类物质的介导。离体组织培养,经过长期试验,可以将任何部位的组织、单细胞甚至原生质体放在特制

的培养溶液中就会维持无限期的生长,并且能分化出完整的植株来。溶液中除了常规的无机盐与有机养料外,还要增添一些微量生理活性物质(如维生素、激素、生长因子等)。这项培养装置成为快速繁殖优良品种最为有力的武器。现下盛传,生物的遗传属性载体——基因,是双螺旋链的 DNA,也是一种生理活性强的生物化学物质。改编它内部的顺序结构或将之引入细胞内就可以改变植物的结构与功能,从而获得耐贮藏的水果、抗虫的棉花等等。

总结以上的陈述,探讨植物生长发育过程的机理,也和营养代谢一样,深入到分子领域,涉及到一些具有生理活性物质所占的位置和发挥的作用。这类的研究正在方兴未艾的阶段,已然在理论与实践上做出了重大的成绩。

我校植物生理组韩碧文教授,多年从事植物生理的教学和组织培养中细胞分化的研究,在植物生长与分化方面集合青年教师分担搜集国内外资料,专题写作,编辑成书。本书介绍现有的成果,还提出将来发展的趋势,借以补充教材的不足,供植物学、农、林、草、牧业人员的参考。



2003 年 8 月

前 言

高等植物的发育从种子萌发开始,经历营养生长、生殖发育、胚胎建成、果实生长和发育以及新种子形成的各阶段,直至衰老死亡,最终完成其生活史。植物生活史的完成是以细胞、组织、器官的生长与分化为基础的。

植物生长与分化的许多问题,很早就受到重视。但只是在近几十年,在理论上的认识才有了突破性的进展。如 1902 年被提出的细胞全能性的概念,是在 20 世纪 50 年代培养离体细胞诱导形成胚状体,从而用实验证实的。虽然早就了解乙烯与果实成熟有密切关系,但直到 20 世纪 70 年代末,发现果实成熟中乙烯合成的途径之后,结合转基因技术,获得了耐贮藏性高的番茄。虽然如此,生长与分化中的许多问题还有待进一步探索。比如顶端优势现象,虽然在大田作物和果树上的摘心、修剪等措施,是我国自古以来就应用的,但其本质至今仍不太清楚。又如有些作物连年种植就要减产,甚至不能栽种成功,这要在植物相生相克(他感作用)的实质探讨中得到解答。

近年来,国内出版了一些有关的综合性汇编或某些专著。但迄今为止,尚缺乏全面地、系统地介绍有关植物生长与分化的教材。在当前生命科学迅速发展的时代,人们从分子水平阐明植物生长与分化的理论,将会对农业生产实践中产品数量和质量提高,做出更大贡献。因此,编写一本适用的教材,在教学、研究与实际应用方面都是迫切需要的。

本书是以我们开设的研究生专题课“植物生长与分化”的讲稿为蓝本,结合我们研究工作的点滴成绩,并增补了近年来国内外新的研究成果编写而成。本书适用于生物学科植物类专业的研究生和高年级本科生,也可供植物学工作者和农业、园艺、林业工作者参考。

本书共分为八章。第一章、第七章由李颖章副教授撰写;第二章、第八章由王华芳教授撰写;第三章由肖尊安副教授撰写;第四章由肖尊安副教授和段留生副教授撰写;第五章由李颖章副教授和孙振元研究员撰写;第六章由王然教授撰写。各位编写者认真负责、相互协作,完成了本书的初稿。最后由韩碧文教授和李颖章副教授进行内容编排和文字加工。刘淑兰教授和敖光明教授审阅了部分章节。承蒙高荣孚教授和邵莉楣研究员对全书内容进行了细致地审查,并提出

中肯的意见和有益的建议。姜成后院士为本书撰写了序言。在此谨对各位先生表示衷心的感谢。

由于我们水平有限,书中的遗漏和错误之处在所难免,恳请读者批评指正。

韩碧文

2003 年 8 月

目 录

第一章 植物细胞的生长与分化	(1)
1 细胞的生长和分化进程	(2)
2 细胞分裂	(2)
3 细胞的伸长(扩大)	(11)
4 细胞的分化	(20)
5 分化的内部生理调节	(24)
6 细胞生长发育中的信号转导	(28)
第二章 植物器官的生长与分化	(41)
1 根的生长分化	(42)
2 茎尖的分化	(61)
3 叶的分化和发育	(68)
4 花芽分化和开花	(81)
5 光形态建成	(88)
6 果实与种子发育	(93)
第三章 培养细胞和组织的形态建成	(108)
1 植物细胞的全能性	(109)
2 器官建成	(114)
3 体细胞胚胎建成	(124)
4 培养细胞形态发生的调节	(136)
5 合成种子(人工种子)	(145)
第四章 植物生长分化中的相关性	(156)
1 细胞的相互作用	(157)
2 高等植物的器官相关	(178)
3 植物的他感作用	(193)
第五章 植物的休眠	(198)
1 休眠的生物学意义	(199)
2 休眠的形式	(199)
3 休眠的解除及其机理	(202)
4 休眠的细胞学和生物化学	(206)
5 植物激素对休眠的调控	(209)

6 休眠的分子生物学	(213)
7 休眠的机理	(214)
第六章 植物的果实成熟	(219)
1 果实成熟的代谢特征	(220)
2 呼吸跃变与果实成熟	(226)
3 乙烯与果实成熟	(229)
4 其他激素的作用	(238)
5 细胞壁代谢与果实软化	(241)
6 钙与果实成熟和衰老	(246)
7 果实采后贮藏保鲜	(249)
第七章 植物的衰老	(255)
1 衰老的一般概念	(256)
2 叶的衰老	(257)
3 花的衰老	(267)
4 整株植物的衰老	(274)
5 细胞的编程性死亡	(276)
第八章 植物器官的脱落	(283)
1 离区解剖结构	(284)
2 脱落的生理学	(285)
3 脱落的生物化学	(290)
4 脱落的细胞生物学	(292)
5 脱落的控制	(293)

第一章

植物细胞的生长与分化

- 1 细胞的生长和分化进程
- 2 细胞分裂
 - 2.1 外界环境的影响
 - 2.2 植物生长物质的影响
 - 2.3 多胺与细胞分裂
 - 2.4 细胞骨架与细胞分裂
- 3 细胞的伸长(扩大)
 - 3.1 细胞伸长与细胞壁
 - 3.2 细胞壁伸长的过程
 - 3.3 伸长生长的机理
- 4 细胞的分化
 - 4.1 细胞分化的调控
 - 4.2 细胞壁的分化
 - 4.3 冠瘿肿瘤
- 5 分化的内部生理调节
 - 5.1 极性与分化
 - 5.2 决定与分化状态的稳定性
 - 5.3 细胞分裂与分化
 - 5.4 分化中细胞间的相互影响
 - 5.5 植物激素与分化
- 6 细胞生长发育中的信号转导
 - 6.1 钙信号系统
 - 6.2 蛋白激酶
 - 6.3 激素信号系统

1 细胞的生长和分化进程

细胞的生长经常伴随着细胞形态和内部生理的变化,即分化。分化是细胞在形态、内部代谢和生理功能上异质于原分生细胞的过程。

根和顶端的分生组织是植物体连续扩大的所有细胞的来源。顶端分生细胞分裂产生形态与功能上一致的细胞。其中,一部分细胞脱离分生组织,细胞扩大并进入分化状态,分化为表皮、皮层、中柱或根中的根冠等,包括形成层、木质部、韧皮部、纤维、髓(薄壁细胞)等不同细胞类型。当细胞脱离分生组织后,细胞分裂即停止,细胞扩大并液泡化,然后生长停止,这一过程是普遍存在的。细胞分生能力丧失和生长停止的过程也称为细胞的成熟。细胞成熟后,其结构与功能有很大不同。

细胞生长初期,在分生组织中,分裂后形成的细胞最初是原生质生长(plasmatic growth),即原生质的合成。而后,随着细胞分裂,细胞数目增加,有些细胞进入扩大(或伸长)生长(expansion or elongation)。体积迅速增长是细胞扩大生长时期的主要特征,细胞吸水而液泡化,次生细胞壁合成。当扩大生长减缓时,细胞进一步分化。在所有细胞生长过程中,蛋白质(酶)、核酸的量都不断增加。各种酶类活性增加的不同,代谢不同。所有的细胞生长时,细胞壁都随之生长,在进一步分化成不同类型细胞时,新的细胞壁成分与含量有所不同。

细胞分化完成后,形成生活组织的细胞或死的细胞,有的细胞分化后即死亡(如导管),称之为编程性死亡(详见第七章)。成熟组织的细胞最后老化并死亡。细胞的分生、扩大、分化在时间上有时是重叠的,但可以用实验方法将生长与分化区别开,如可用适当的抑制剂阻碍分化使生长照常进行。生长与分化有竞争,对快速生长有利的条件常常阻止分化或反之促进分化。例如,缺水时生长被延迟,但分化被促进。

生长可以在细胞、组织、器官和有机体不同水平上进行。细胞水平的生长包括细胞增殖和细胞生长。

2 细胞分裂

器官的生长和扩大依赖于细胞的生长和扩大。多数器官生长伴随着细胞的分裂。在分生组织中,细胞分裂与细胞生长基本保持同步,细胞大小和形状一般维持相对稳定。细胞分裂时细胞数量增加,遗传物质复制并分配到两个子细胞。

细胞的扩大和分化决定了器官的形成和植物体最终的形状,因此,植物细胞分裂控制植物的生长和发育(Meyerowitz, 1997)。

细胞的分裂过程中,新细胞壁的形成与细胞的生长方向有关,细胞分裂面一般垂直于细胞的生长轴。

细胞分裂通过细胞周期完成,细胞周期进行受内、外因素的调控,其中,细胞周期蛋白依赖激酶(cyclin-dependent kinases, CDKs)和细胞周期蛋白(cyclins)是细胞周期调控机制的主要元件,其控制位点在 G₁ 期向 S 期和 G₂ 期向 M 期的过渡期。CDKs 是高度保守的蛋白激酶,受激酶、磷酸酶、特异抑制剂(ICKs)和植物生长调节剂的调节。在矮牵牛叶肉细胞原生质体培养时加入 CDKs 抑制剂,细胞周期停止在 S 期和 M 期,表明矮牵牛细胞完成 G₁ 和 G₂ 期需要 CDKs 活性。植物中的不同 CDKs 可分为 5 个亚类(A—E),cyclins 也可分为不同组(如 CYCA、CYCB 等),不同的 CDK/cyclin 复合体在细胞周期中的靶子部位不同(图 1-1)。

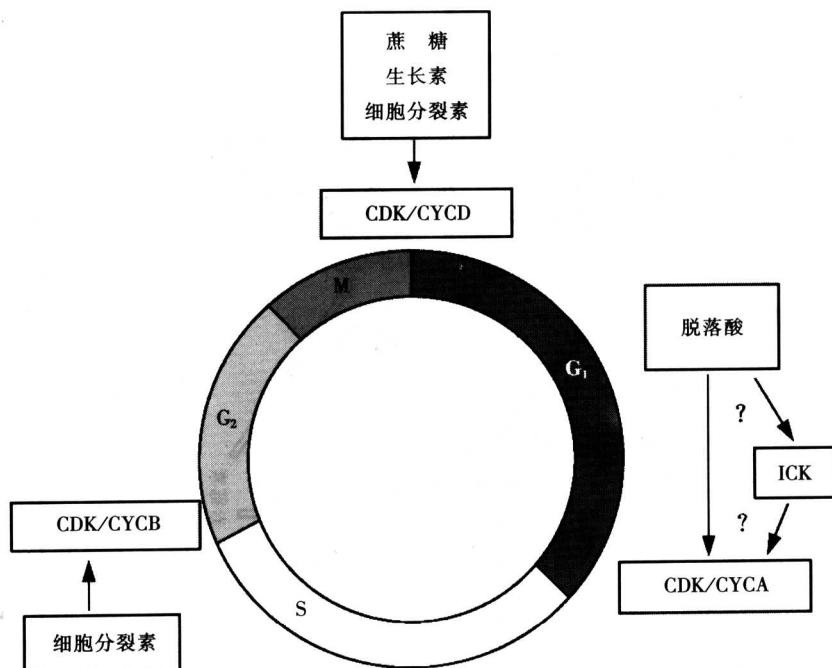
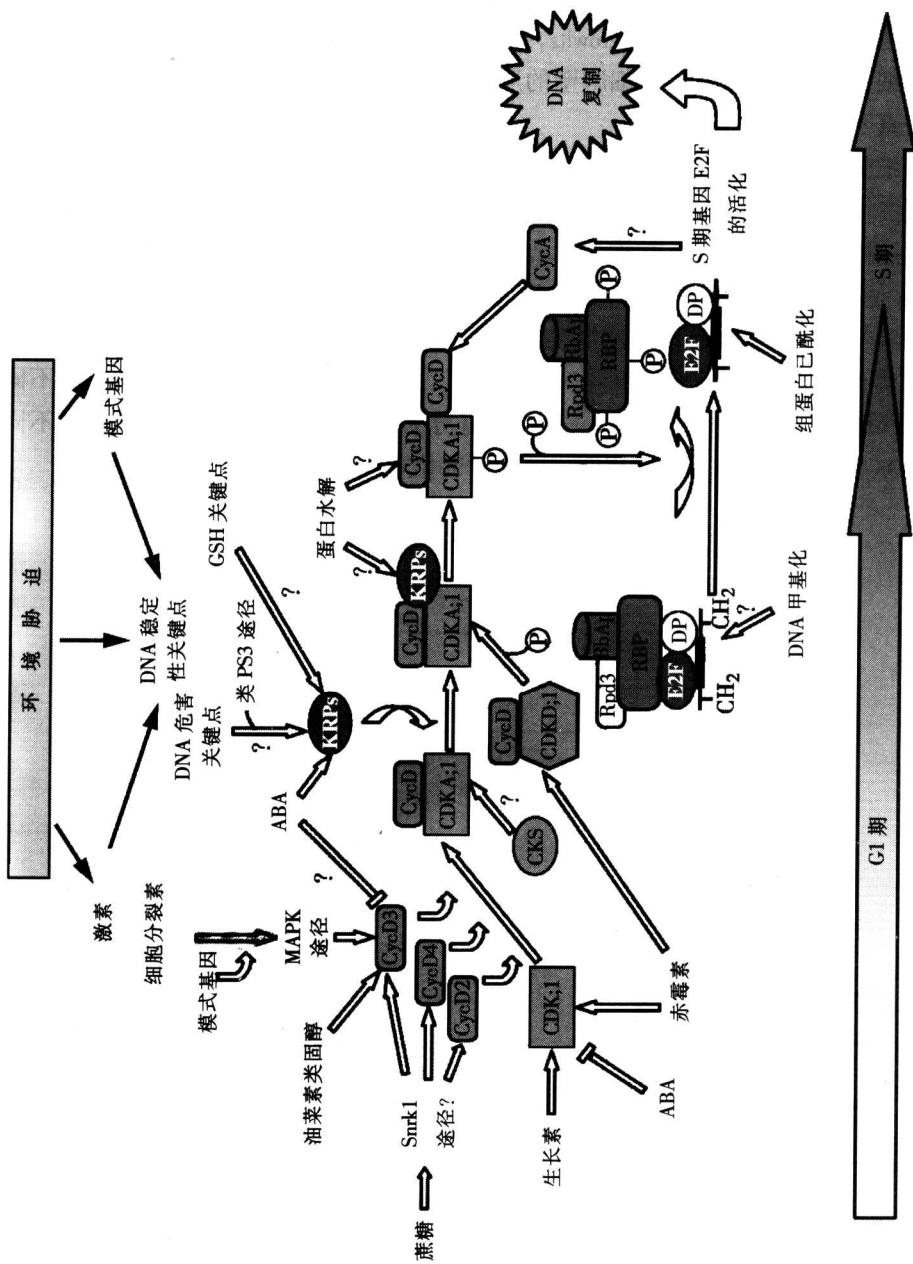


图 1-1 植物激素与细胞周期的控制(Buchanan 等, 2000)

植物生长调节剂影响细胞周期的特定时期,蔗糖、细胞分裂素、生长素刺激 G₁ 期 cyclins (CYCD) 的积累,促进进入新的细胞周期;ABA 刺激 ICK 的积累,ICK 可以结合到 CDK/cyclin 复合体(CDK/CYCA) 从而抑制 CDK 活性,阻止进入 S 期;细胞分裂素通过活化磷酸酶,削弱 CDK 酪氨酸磷酸化的抑制作用(CDK/CYCB) 而促进进入 M 期。



一般认为,G1期是细胞分裂的主要控制点,细胞进入G1期后可继续进入细胞周期各阶段,也可暂时或永久转变为静止细胞、分化细胞或衰老细胞(Murray等,2001)。有报道,G1期也是外界信号控制植物生长的一个重要的作用靶子。Rossi和Varotto(2002)概括了细胞从G1期向S期转换过程中,参与调控机制的主要环节(图1-2)。

G1期是细胞周期的主要调控点,不同的CDKs和cyclins参与调控不同的作用位点。G1也是植物激素控制植物生长的一个重要的作用靶点。

2.1 外界环境的影响

在个体发育过程中,细胞是继续分裂还是停止分裂转入分化,主要由基因决定,但环境因素对细胞分裂有影响。

2.2.1 温度

细胞周期对环境温度变化最敏感,随温度的增加,细胞分裂周期缩短。大麦最低温度极限为0.5℃,最高极限为35℃。低温下,细胞核中可以合成DNA,但微管蛋白不能聚合并形成纺锤体。各种植物细胞周期的最适温度不同。洋葱根尖27℃时分裂最快,超过此温度分裂速度恒定,35℃时还可以分裂,40℃时停止。玉米在35℃以上时,分裂速度与温度呈负相关。

温度对有丝分裂速度有影响,温度高有丝分裂速度快,但到一定限度则下降。在30℃时,紫鸭趾草雄蕊毛细胞有丝分裂需45 min,25℃时需75 min,10℃时需135 min;海胆卵细胞25℃时需50 min,18℃时需75 min;洋葱细胞有丝分裂最大限度的温度范围为30~35℃,40℃时下降。

S期长短是细胞周期的关键,如果没有DNA复制就没有细胞分裂。细胞核分裂表现为同步性,由此推测,控制分裂的机制在细胞质内。除DNA外,其他物质也有增加,如与纺锤体有关的物质、线粒体及其他细胞器的数目等,它们是在G1和G2期进行复制的。RNA从有丝分裂末期的晚期、整个间期到有丝分裂中前期(mid-prophase)都有合成。组蛋白的合成在S期。能量的供应对染色体收缩、聚合和运动及细胞核的重建非常重要,细胞间期已开始能量供应。

在细胞培养中,细胞周期的长度与正常生长情况不完全相同,主要是G1期加长(表1-1)。

表 1-1 三种植物根尖细胞和培养细胞的细胞周期长度

种 类	T	G1	S	G2	M
胡萝卜					
根尖细胞	7.5	1.3	2.7	2.9	0.6
培养细胞	51.2	39.6	3.0	6.2	2.4
玉米					
根尖细胞	9.9	1.7	5.0	2.1	1.1
培养细胞	37.0	23.9	7.1	3.9	2.1
菊科植物					
根尖细胞	10.5	3.5	4.0	1.4	1.6
培养细胞	22.0	9.3	6.4	4.9	1.4

温度影响细胞分裂的时间, G1 期受的影响最大, 温度高 G1 期短, 细胞分裂快, G1 期是温度的控制位点。

2.1.2 O₂

洋葱根尖的细胞周期与 O₂ 浓度有关。在空气中含有 20% O₂ 的条件下, 细胞周期为 9.8 h, 含 2% O₂ 的条件下, 细胞周期则延续为 41 h。细胞分裂中期 (metaphase) 和后期 (anaphase) 对 O₂ 最敏感, 这可能是纺锤体的聚合及其功能所需。氧为细胞分裂提供呼吸所需要的能量。对葡萄属根的分生区、伸长区和成熟区氧流量的研究也证明, 在含氧量低的情况下, 耐涝品种首先供 O₂ 给根顶端分生区细胞以维持有丝分裂的呼吸。

2.1.3 水势

水势对 DNA 合成有直接影响。将蚕豆根放于不同浓度 PEG 或甘露醇溶液中, 随着溶液水势的下降, 细胞周期逐渐延长。在 20% PEG 浓度以下, DNA 合成可以恢复正常。

2.1.4 细胞间的影响

在细胞的体外培养中发现, 培养细胞的分裂和相对生长率与培养细胞的起始密度密切相关, 密度过低或过高都不利于细胞的分裂和生长。细胞的起始密度过高, 出现一种接触抑制现象, 制约细胞的分裂和增殖。对这一现象有两种解释: ①细胞接触时产生某种因素, 抑制了细胞的分裂和生长, 但这一因素的实质还不清楚; ②培养液中成分不足所致。

用胰蛋白酶使细胞分散, 一部分在旧培养液中培养, 一部分在新鲜培养液中

培养,两者都能进行分裂增殖,证明上述现象不是由于培养液中物质的不足所造成。在已停止增殖的培养细胞中加入新鲜培养液,很快就发生 DNA 合成、细胞分裂,这一现象可能不是单一因子造成的。

细胞的起始密度过低也不利于细胞生长(即使培养基中含有丰富的生长素和细胞分裂素),说明植物细胞的生长除受生长素和细胞分裂素的控制外,还受第三个因素的控制(Bellincampi 和 Morpurgo, 1987; Bienberg 等, 1988),这个因素可能是多肽生长因子 *phytosulfokine- α* (PSK- α)。PSK- α 首次是从天门冬叶肉细胞悬浮培养的介质中提取的,在浓度为 1.0 nmol/L 时可抵消低密度细胞培养对生长的抑制作用,诱导细胞的生长(Matsubayashi 等, 1997)。在水稻和玉米细胞培养中也提取到 PSK- α 和 PSK- β ,它们特异地结合在质膜上,刺激细胞的生长。此过程中,PSK- α 可能是作为胞外信号分子而起作用。

2.2 植物生长物质的影响

2.2.1 生长素和细胞分裂素

生长素和细胞分裂素对细胞分裂有直接调节作用。植物细胞培养需要连续供给生长素和细胞分裂素,若将培养基中的生长素或细胞分裂素除去,细胞分裂周期将分别停止在 G1 期或 G2 期。

菊苣培养细胞中,IAA 促进核的分裂和 DNA 的复制。不加 IAA, DNA 复制延迟 16 h。不同浓度 2,4-D 可促进菊苣细胞数目增长。许多组织脱分化都需要生长素,但对细胞分裂素的需要随植物种类而有所差别。不同组织对生长素浓度影响细胞分裂活性的反应是不同的。Gamborg 报道了 NAA 对烟草培养细胞分裂的作用,在含 0.05, 0.1, 1.0 mg/L NAA 的培养基中,细胞数目增加,核的有丝分裂增长,但有 12 ~ 16 h 的迟滞期。NAA 促进了 RNA、DNA、蛋白质的合成,也促进了分裂细胞的呼吸速率的提高。培养基中加入 1 mg/L NAA, 5 ~ 10 min 后呼吸增强,30 min 达到最高。在没有生长素存在的情况下,约有 50% 的细胞被阻止在 G1 期,5% ~ 10% 的细胞被阻止在 G2 期,所以,细胞进入 S 期和 M 期都需要生长素的存在。

细胞周期蛋白依赖激酶(cyclin-dependent kinases, CDKs)活性的变化控制细胞周期,而 CDKs 活性受激酶、磷酸酶和特异抑制剂的调控(图 1-3)。在拟南芥幼苗细胞分裂期对雄蕊毛细胞显微注射 ICK1(CDK-抑制剂),结果表明,ICK1 通过对细胞分裂的抑制而抑制整株植株的生长(Cleary 等, 2002)。生长素和细胞分裂素对 CDKs 也有调节作用,如将烟草细胞培养在不含细胞分裂素的培养基中,

烟草 CDKs 的酪氨酸磷酸化作用增强,激酶活性受抑制;如果再供给细胞分裂素,酪氨酸磷酸化作用减弱,细胞分裂活性恢复。生长素和细胞分裂素在 G1 期协同活化 CDKs,但生长素可能在细胞分裂素之前起作用或两者有不同的信号途径(Tréhin 等,1998)。

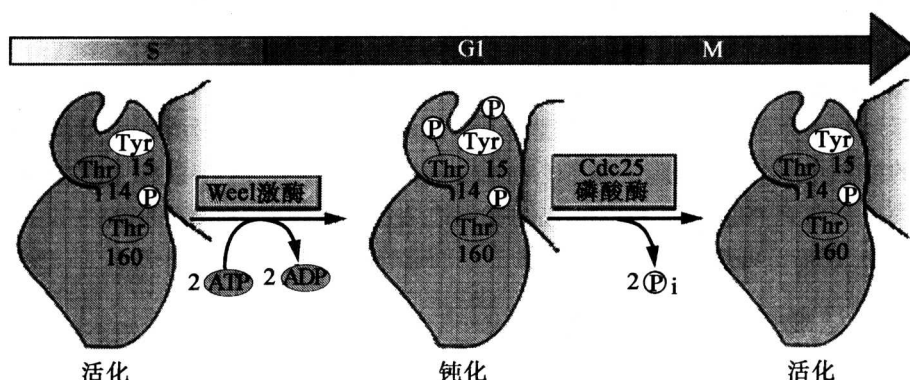


图 1-3 CDK 的磷酸化抑制蛋白激酶的活性(Buchanan 等,2000)

Wee1 激酶是小细胞表型的裂殖酵母突变体中的一类蛋白激酶。Wee1 激酶催化 CDK 催化亚基 N-端的两个保守的、相邻的苏氨酸和酪氨酸残基的磷酸化,从而抑制蛋白激酶的活性。Cdc25 磷酸酶逆转这一磷酸化作用。

细胞分裂素是促进细胞质分裂的物质,细胞分裂素缺少时,细胞质不分裂,成为多核细胞。大豆细胞悬浮培养证明,有丝分裂与各种细胞分裂素成分的出现有同步关系。去除细胞分裂素,培养细胞有丝分裂停止;加入 BAP,诱导有丝分裂指数剧增,但有 12 h 迟滞期。Fosket 认为,不加细胞分裂素,细胞群体停留在 G2 期。激动素可增加细胞中多核糖体,促进 rRNA 合成。

2.2.2 赤霉素

赤霉素(GA)刺激水稻茎节间细胞周期蛋白的表达,在水涝时,节间细胞迅速分裂、扩大,节间生长速度可达 10 mm/h。GA 活化细胞分裂周期,增加有丝分裂活性,由 cycA1;1 和 cdc2Os-3 基因编码的蛋白质分别是细胞周期调节中枢的 CDKs 的调节亚基和催化亚基,cycA1;1 和 cdc2Os-3 基因受 GA 调节,调节位点在 G2 期向 M 期的过渡期(Fabian 等,2000)。GA 也可改变微管的排列,由纵向排列改变为横向排列。